

## МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ

Т.А. Макаревич  
БГУ

### ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ОСНОВА МЕТОДОВ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ:

$1\,300\,000 \text{ кал} + 106 \text{ CO}_2 + 90 \text{ H}_2\text{O} + 16 \text{ NO}_3 + 1 \text{ PO}_4 + \text{минеральные элементы} =$   
 $= 13\,000 \text{ кал потенциальной энергии, заключенной в } 3258 \text{ г протоплазмы}$   
 $(106 \text{ C, } 180 \text{ H, } 46 \text{ O, } 16 \text{ N, } 1 \text{ P, } 815 \text{ г зольных веществ}) + 154 \text{ O}_2 + 1\,287\,000 \text{ кал}$   
 $\text{рассеянной тепловой энергии (99 \%)}$

Балансовое уравнение фотосинтеза основано на соотношении элементов в протоплазме и на содержании в ней энергии.

Теоретически возможно определить продукцию, измерив количество любого из компонентов уравнения за определенный промежуток времени.

**Ни один из известных на данный момент времени методов не позволяет оценить истинную величину первичной продукции!!!**

Все методы дают определенные погрешности, имеют свои недостатки

### ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ПО УРОЖАЮ («БИОМАССНЫЙ» МЕТОД)

В ОСНОВЕ МЕТОДА ЛЕЖИТ ПРЯМОЕ ОПРЕДЕЛЕНИЕ КОЛИЧЕСТВА ПРОИЗВЕДЕННОГО ВЕЩЕСТВА

Достоинство метода: простота

Недостаток метода: метод имеет ограниченное применение, поскольку биомасса на корню, как правило, не отражает первичную продукцию

### Соотношение величин продукции и биомассы в различных экосистемах

Экосистема	Мировая величина	
	биомасса, $10^9$ т	продукция, $10^9$ т/год
Влажные тропические леса	765	37,4
Тайга	240	9,6
Озера и водотоки	0,05	0,5
Открытый океан	1,0	41,5
Морские экосистемы в целом	3,9	55,0

### По биомассе можно определить первичную продукцию в сообществах, отвечающих следующим условиям:

- Консументы 1-го порядка, т.е. травоядные животные, имеют небольшое значение
- Биомасса растёт от нуля
- Размеры организмов велики, поскольку мелкие организмы быстро «оборачиваются» и быстрее выедаются

**РЕЗУЛЬТАТ ОЦЕНКИ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ПО УРОЖАЮ БУДЕТ БОЛЕЕ ТОЧНЫМ, ЕСЛИ РАСЧЕТЫ ОСНОВЫВАТЬ НЕ НА МАССЕ ОКОНЧАТЕЛЬНОГО УРОЖАЯ, А ОПРЕДЕЛЯТЬ ПРИРОСТЫ МАССЫ ЧЕРЕЗ ОПРЕДЕЛЕННЫЕ ПРОМЕЖУТКИ ВРЕМЕНИ В ТЕЧЕНИЕ ВСЕГО ВЕГЕТАЦИОННОГО СЕЗОНА!!!**

**МЕТОД ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ПО УРОЖАЮ ПОЗВОЛЯЕТ ОЦЕНИТЬ ЧИСТУЮ ПРОДУКЦИЮ СООБЩЕСТВА, Т.Е. ПОЛУЧЕННАЯ ВЕЛИЧИНА ПРЕДСТАВЛЯЕТ СОБОЙ РАЗНИЦУ МЕЖДУ ВАЛОВОЙ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИЕЙ И ТРАТАМИ НА ОБМЕН САМИХ РАСТЕНИЙ И АССОЦИИРОВАННЫХ С НИМИ ГЕТЕРОТРОФОВ**

## ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПО УРОЖАЮ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ МАКРОФИТОВ

(В.М. Катанская. Высшая водная растительность водоемов СССР, Л.: Наука, 1981)

Определяется надземная фитомасса макрофитов (метод укосов) в период их максимального развития, которое в континентальных водоемах средних широт приходится на середину вегетационного сезона и совпадает с периодом массового цветения высшей водной растительности (конец июля - начало августа)

**Максимальная биомасса макрофитов условно приравнивается к их годовой продукции**

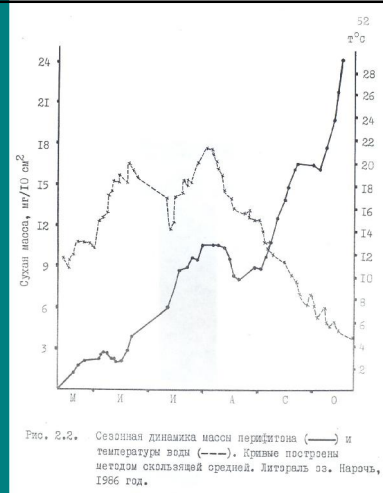
## Величины Р/В-коэффициентов макрофитов за год равны:

воздушно-водные и однолетние погруженные – **1,2**;

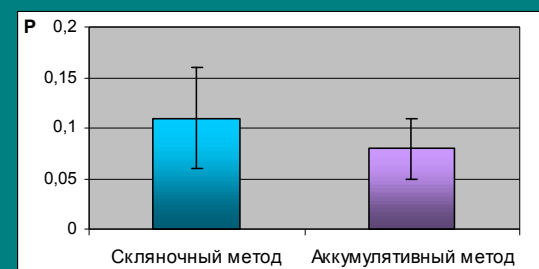
харовые водоросли – **0,75**;

среднее значение для сообществ смешенного состава – **1**.

Аккумулятивный («биомассный») метод определения первичной продукции перифитона (Макаревич, 1995)



## Среднесезонные величины чистой продукции перифитона (P, г орг. в-ва/м² сутки) (Макаревич, 2000)



### ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ПО ИЗМЕРЕНИЮ КОЛИЧЕСТВА КИСЛОРОДА («КИСЛОРОДНЫЕ» МЕТОДЫ)

**Теоретическая основа :** из балансового уравнения фотосинтеза следует, что количество синтезированного вещества пропорционально количеству выделяемого кислорода

**«Кислородные» методы применимы для определения первичной продукции водных сообществ !!!**

### ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ПО ИЗМЕРЕНИЮ КОЛИЧЕСТВА КИСЛОРОДА («КИСЛОРОДНЫЕ МЕТОДЫ»)

Метод изолированных объемов  
(метод склянок)

Расчет первичной продукции по изменениям  
содержания кислорода  
в свободной воде водоемов

### Определение концентрации кислорода в воде :

- Иодометрический метод - метод Винклера
- Электрохимический метод (оксиметры)

Иодометрический метод (метод Винклера) основан на ряде последовательных химических реакций

#### 1. Связывание кислорода, находящегося в склянке:

- $2 \text{MnCl}_2 + 4 \text{NaOH} = 2 \text{Mn(OH)}_2 + 4 \text{NaCl}$
- $2 \text{Mn(OH)}_2 + \frac{1}{2} \text{O}_2 + \text{H}_2\text{O} = 2 \text{Mn(OH)}_3$

#### 2. При последующем подкислении в присутствии KJ происходит выделение свободного J<sub>2</sub> в количестве, эквивалентном связанному кислороду:

- $2 \text{Mn(OH)}_3 + \text{KJ} + 3 \text{H}_2\text{SO}_4 = \text{K}_2\text{SO}_4 + 2 \text{MnSO}_4 + 6 \text{H}_2\text{O} + \text{J}_2$

#### 3. Выделившийся J<sub>2</sub> оттитровывают раствором гипосульфита известной нормальности в присутствии крахмала в качестве индикатора:

- $\text{J}_2 + 2 \text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3 = 2 \text{NaJ} + \text{Na}_2\text{S}_4\text{O}_6$

### Метод склянок в кислородной модификации

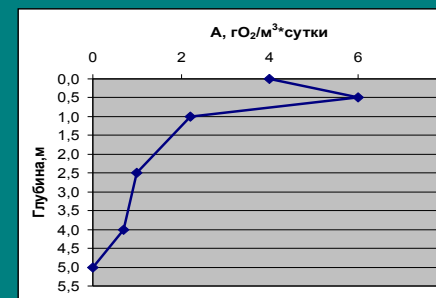
#### Достоинства метода:

- 1) сравнительная простота;
- 2) позволяет определить отдельные составляющие биотического баланса.

#### Недостатки метода:

- 1) недостаточно известны побочные последствия заключения сообщества в замкнутый объем;
- 2) дыхание на свету и в темноте может различаться;
- 3) низкая чувствительность метода (метод можно с уверенностью использовать для водоемов с содержанием хлорофилла в воде не менее  $1 \text{ мг/м}^3$ );
- 4) стекло не пропускает ультрафиолетовые лучи.

### ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ПОД $1 \text{ м}^2$ ПОВЕРХНОСТИ ВОДОЕМА

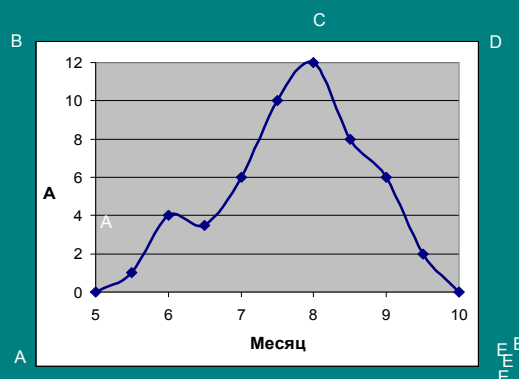


$$\sum A = ((4,0+6,0)/2 \cdot 0,5) + ((6,0+2,2)/2 \cdot 0,5) + ((2,2+0,7)/2 \cdot 1,5) + ((0,7+0)/2 \cdot 1,5) + ((0,0+0)/2 \cdot 1) = 8,58 \text{ г О}_2 / \text{в сутки под } 1 \text{ м}^2$$

### Сезонная динамика первичной продукции под $1 \text{ м}^2$

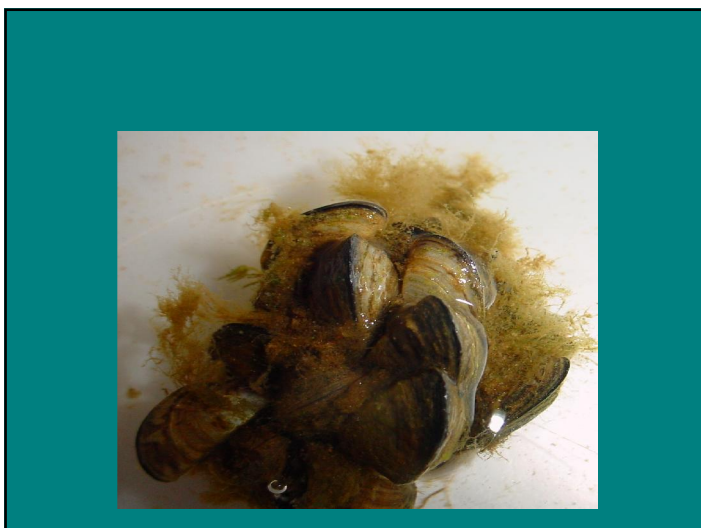
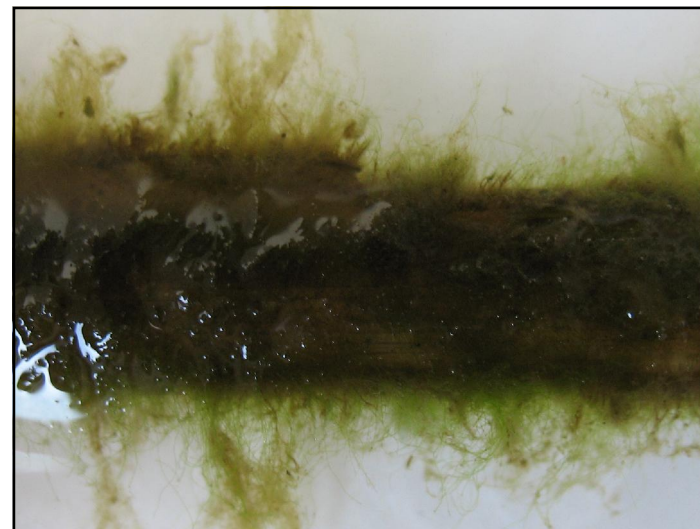
$$\sum A = A_{\max} kT$$

$$k = ACE/ABDE$$

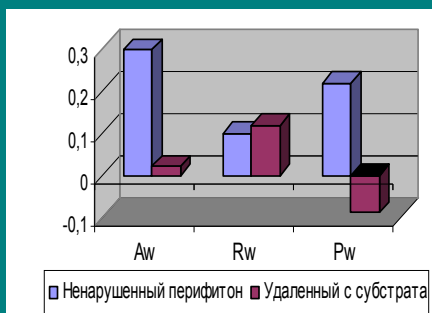


### ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ПЕРИФИТОНА МЕТОДОМ ИЗОЛИРОВАННЫХ ОБЪЕМОВ

1. Роль классических склянок играют сосуды, камеры различных объемов и конфигураций («склянку» приспособливают к объекту)
2. Применяют классические кислородные склянки (объект приспособливают к склянке)



Соотношение удельных величин фотосинтеза, дыхания и чистой продукции ( $A_w$ ,  $R_w$  и  $P_w$ , мг  $O_2$ /мг сух, массы сутки) ненарушенного и удаленного с субстрата перифитона (Макаревич, 2000)



Седиментация перифитона, снятого со стенки вторичного отстойника на глубине 0,5 м: а – начало седиментации, б – через 5 минут, в – через 10 минут (Трифонов, Макаревич, 2003)



Исследование продукционно-деструкционных характеристик перифитона дрейссены (Макаревич, Мостицкий, Савич, 2011):

Июнь-август 2007 г., натурный эксперимент (n=7)

Метод склянок в кислородной модификации

- объем склянок – 500 мл;
- плотность посадки моллюсков – по 2 особи в каждую склянку;
- экспозиция – 8-10 часов в озере на глубине, с которой были собраны моллюски (0,8 м и 4 м)

Схема постановки эксперимента

I. Светлые склянки (n=5) Темные склянки (n=5)



II. Светлые склянки (n=5) Темные склянки (n=5)





Некоторые продукционно-деструкционные характеристики перифитона на раковинах дрейссены (Макаревич, Мاستицкий, Савич, 2011):

Показатель	Значение
Валовая первичная продукция (мг $O_2$ / м <sup>2</sup> за 1 час)	<b>13 - 74</b>
Дыхание (мг $O_2$ / м <sup>2</sup> за 1 час)	<b>3 - 18</b>
Чистая первичная продукция (мг $O_2$ / м <sup>2</sup> за 1 час)	<b>6 - 49</b>
Валовая первичная продукция/ дыхание	<b>1,8 - 18</b>
Ассимиляционное число (мг $O_2$ / мг хл-а за 1 час)	<b>0,8 - 3,3</b>
Удельная валовая первичная продукция (мг $O_2$ / г сухой массы перифитона* за 1 час)	<b>0,7 - 3,6</b>

**Примечание:** сухая масса перифитона – суммарная масса всего комплекса, включающего автотрофные и гетеротрофные организмы, а также органическое вещество разного происхождения и разной степени переработки (детрит)

#### РАСЧЕТ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ПО ИЗМЕНЕНИЯМ СОДЕРЖАНИЯ КИСЛОРОДА В СВОБОДНОЙ ВОДЕ ВОДОЕМА

**Теоретическая основа метода:** Суточный ход содержания кислорода в воде определяется, в основном, жизнедеятельностью гидробионтов. В светлое время суток идет продукция и потребление кислорода, в темное время суток – только потребление.

**Суть метода:** На протяжении суток периодически измеряют содержание растворенного в воде кислорода. Полученные величины наносят на график и получают суточную кривую. Продукцию кислорода днем и его потребление ночью можно оценить по площади графика, заключенного под суточной кривой.

**МЕТОД «СУТОЧНОЙ КРИВОЙ» ДАЕТ ВЕЛИЧИНУ ВАЛОВОЙ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ!!!**

#### РАСЧЕТ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ПО ИЗМЕНЕНИЯМ СОДЕРЖАНИЯ КИСЛОРОДА В СВОБОДНОЙ ВОДЕ ВОДОЕМА

##### Достоинства метода:

- Естественные условия, в отличие от метода изолированных объемов;
- Дает величину валовой первичной продукции экосистемы в целом, суммируя итог жизнедеятельности планктонных, донных, перифитонных сообществ и макрофитов.

##### Основной недостаток метода:

Между водной массой и атмосферой существует обмен кислородом. Скорость газообмена днем и ночью неодинакова, что служит источником ошибок при расчете первичной продукции по суточной кривой.

#### РАСЧЕТ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ПО ИЗМЕНЕНИЯМ СОДЕРЖАНИЯ КИСЛОРОДА В СВОБОДНОЙ ВОДЕ ВОДОЕМА

##### Область применения метода:

- Проточные воды – реки, эстуарии, в которых метод изолированных объемов дает большие ошибки за счет снятия фактора движения воды
- В тех экосистемах, где фитопланктон играет не основную роль в продукции органического вещества (мелководные, сильно заросшие водоемы)
- В высокотрофных прудах
- В экосистемах, загрязненных сточными водами

**Метод не применим в олиготрофных водах со слабовыраженными суточными колебаниями содержания кислорода**



### ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ПО ПОТРЕБЛЕНИЮ ДВУОКИСИ УГЛЕРОДА

Теоретическая основа : из балансового уравнения фотосинтеза следует, что количество синтезированного вещества пропорционально количеству ассимилированного углекислого газа

**«Углеродные» методы применимы для определения первичной продукции наземных и водных сообществ !!!**

### ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ПО ПОТРЕБЛЕНИЮ ДВУОКИСИ УГЛЕРОДА

Метод изолированных объемов  
(наземные и водные сообщества)

Аэродинамический метод  
(наземные сообщества)

### МЕТОД ИЗОЛИРОВАННЫХ ОБЪЕМОВ (наземные сообщества)

Идея метода аналогична идее «светлых и темных склянок»:

в прозрачной камере днем по потреблению углекислого газа определяют чистую продукцию сообщества;

в непрозрачной камере или в прозрачной ночью определяют дыхание сообщества;

валовую первичную продукцию измеряют, используя одновременно прозрачную и непрозрачную камеры.

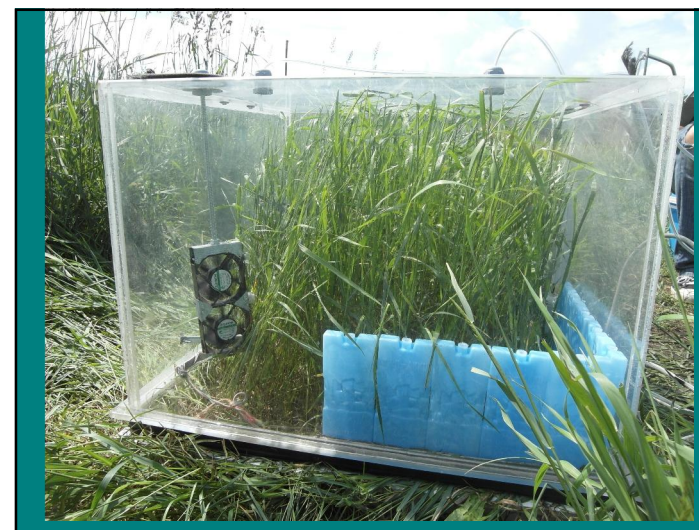
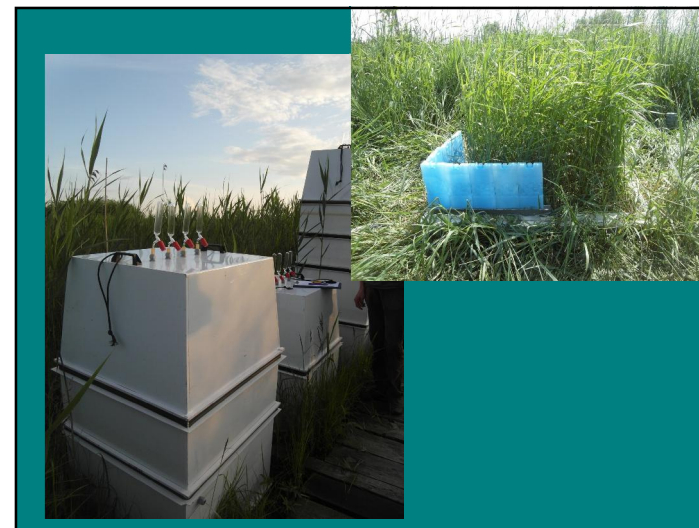
### МЕТОД ИЗОЛИРОВАННЫХ ОБЪЕМОВ (наземные сообщества)

#### ДОСТОИНСТВА МЕТОДА:

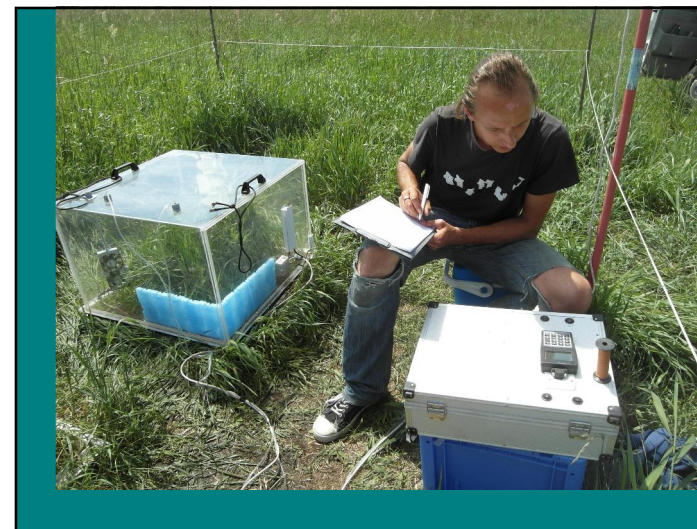
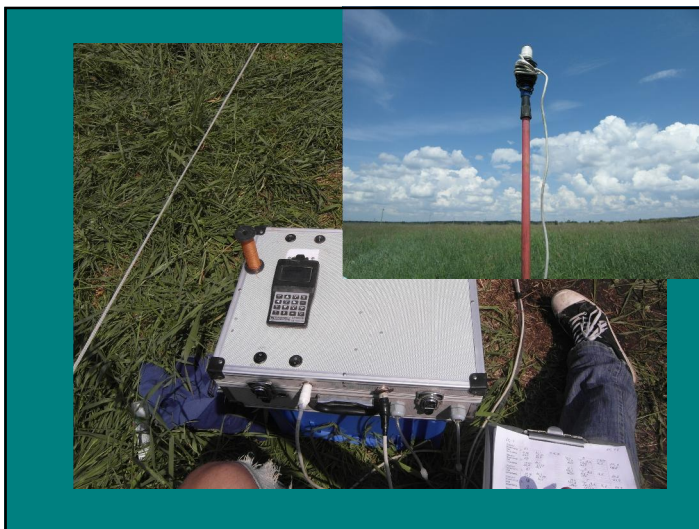
- Позволяет определить отдельные составляющие биотического баланса

#### НЕДОСТАТКИ МЕТОДА:

- Трудность реализации на практике
- Тепличный эффект камеры







Березинский биосферный заповедник



### АЭРОДИНАМИЧЕСКИЙ МЕТОД

Идея метода аналогична идее определения первичной продукции по изменению содержания кислорода в свободной воде водоема.

**Суть метода:** Поток  $\text{CO}_2$  над сообществом и внутри него оценивают по данным периодических измерений вертикального градиента  $\text{CO}_2$ . На полученной за день кривой концентрация  $\text{CO}_2$  в автотрофном ярусе будет меньше, по сравнению с его концентрацией в воздухе над сообществом. Это уменьшение будет пропорционально **чистой продукции сообщества**. Ночная картина градиента используется для оценки общего **дыхания сообщества**.

### АЭРОДИНАМИЧЕСКИЙ МЕТОД

#### ДОСТОИНСТВА МЕТОДА:

- Естественность условий

#### НЕДОСТАТКИ МЕТОДА:

- Необходимо вносить поправки на движение масс воздуха, водяных паров, выделение газов из почвы, в которых может содержаться  $\text{CO}_2$ , не являющаяся продуктом метаболизма за время опыта

#### ОБЛАСТЬ ПРИМЕНЕНИЯ:

Измерение продуктивности лесных сообществ

### МЕТОД ИЗОЛИРОВАННЫХ ОБЪЕМОВ



#### МЕТОД «СКЛЯНОК» В РАДИОУГЛЕРОДНОЙ МОДИФИКАЦИИ (водные сообщества)

**Теоретическая основа :** имея определенное количество «меченного» радиоизотопами вещества , которое легко обнаружить по излучению, можно определить скорость переноса этого вещества

#### МЕТОД «СКЛЯНОК» В РАДИОУГЛЕРОДНОЙ МОДИФИКАЦИИ (на примере планктона)

**Суть метода:** в светлые и темные склянки с планктоном вносят изотоп  $^{14}\text{C}$  в виде карбоната или гидрокарбоната натрия ( $\text{Na}_2^{14}\text{CO}_3$  или  $\text{Na}_2\text{H}^{14}\text{CO}_3$ ) с известной радиоактивностью. После некоторой экспозиции, как правило, 1 сутки) планктон осаждают на фильтры, высушивают и определяют его радиоактивность

#### МЕТОД «СКЛЯНОК» В РАДИОУГЛЕРОДНОЙ МОДИФИКАЦИИ

$$A = (r/R) * C, \text{ где}$$

A – первичная продукция, мг С/л \* сутки,

C – общее содержание неорганического углерода в испытуемой воде, мг С/л,

r – радиоактивность планктона после суточной экспозиции (импульсы в минуту),

R – радиоактивность вещества, внесенного в склянку

r рассчитывается как разница между радиоактивностью планктона, экспонировавшегося в светлом и темном сосудах

**МЕТОД «СКЛЯНОК» В РАДИОУГЛЕРОДНОЙ МОДИФИКАЦИИ****ДОСТОИНСТВА МЕТОДА:**

- Высокая чувствительность

**НЕДОСТАТКИ МЕТОДА:**

- Метод дает неопределенные значения первичной продукции, которые при высокой интенсивности дыхания близки к чистой первичной продукции, а при низкой интенсивности дыхания – к валовой первичной продукции
- Погрешности, связанные с наличием внеклеточной продукции фитопланктона
- Погрешность за счет некоторого разрушения клеток фитопланктона при фильтрации проб воды.

**МЕТОД «СКЛЯНОК» В РАДИОУГЛЕРОДНОЙ МОДИФИКАЦИИ**

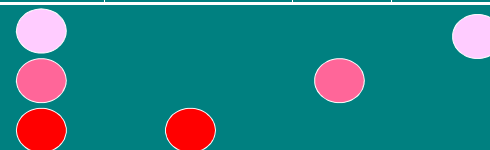
**Область применения:** олиготрофные воды, включая основные морские и океанические, а также на таких глубинах в более продуктивных водах, где уровень первичной продукции ниже чувствительности кислородной модификации метода склянок

**ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ПО СОДЕРЖАНИЮ ХЛОРОФИЛЛА**

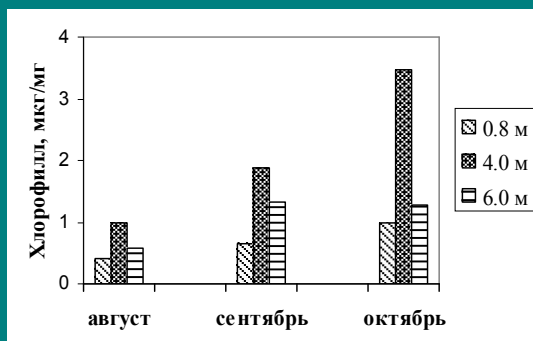
**Теоретическая основа метода:** хлорофилл – это фотосинтетически активный компонент растительной клетки, и содержание его закономерно связано со скоростью новообразования органических веществ в процессе фотосинтеза

**ОЖИДАЕМОЕ КОЛИЧЕСТВО ХЛОРОФИЛЛА ДЛЯ ЧЕТЫРЕХ ТИПОВ СООБЩЕСТВ**

Тип сообщества	Стратифицированные	Затененные	Смешанные	Ярко освещенные
Примеры	Леса, стратифицированные луга и поля	Зимние, глубоководные или пещерные сообщества; лабораторные культуры в условиях низкой освещенности	Фитопланктон в озерах и океанах	Редкая растительность; подушки водорослей на скалах; всходы с/х культур; лабораторные культуры в условиях высокой освещенности
Хлорофилл, (г/м <sup>2</sup> )	0,4 – 3,0	0,001 – 0,5	0,02 – 1,0	0,01 – 0,60
АЧ, г О <sub>2</sub> /г хл*час	0,4 – 4,0	0,1 – 1,0	1 – 10	8 – 40



Вертикальная и сезонная динамика относительного содержания хлорофилла в сухой массе перифитона на раковинах дрейссены



(Макаревич, Мاستицкий, Савич, 2008)

#### ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ:

1. Растения (части растения), адаптированные к слабому свету, содержат больше хлорофилла, чем растения (части растения), адаптированные к яркому свету
2. В затененных системах высок коэффициент использования света, но выход фотосинтеза и АЧ малы, в ярко освещенных системах наоборот – коэффициент использования света низок, выход фотосинтеза и АЧ высоки
3. Общее содержание хлорофилла выше в расчлененных на ярусы сообществах
4. Общее содержание хлорофилла обычно выше на суше, чем в воде

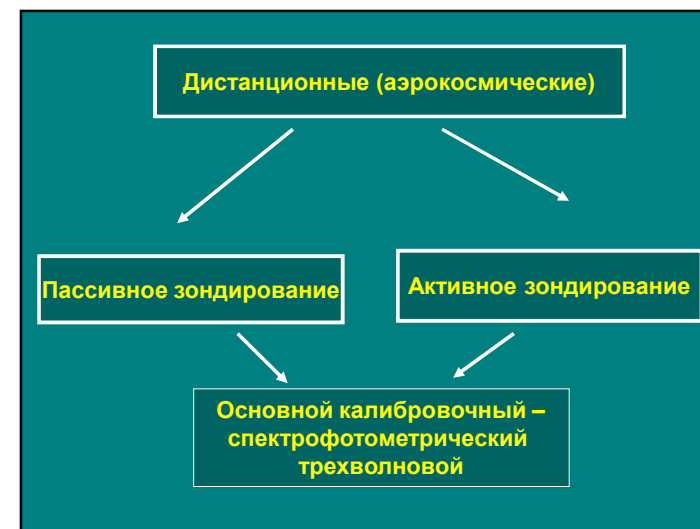
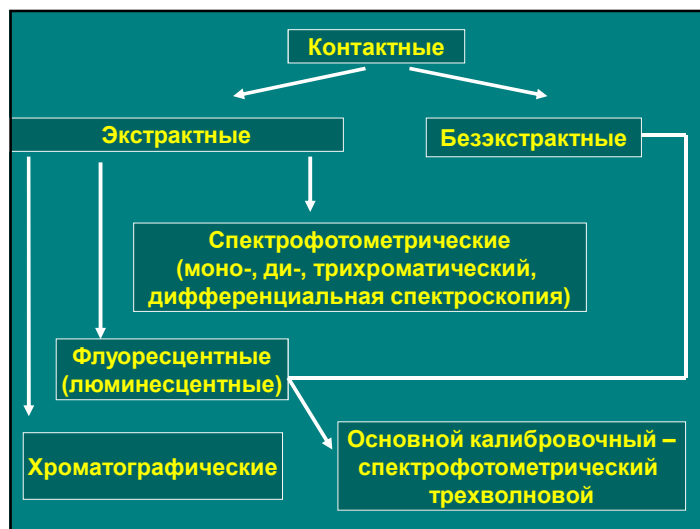
#### ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ПЛАНКТОНА ПО СОДЕРЖАНИЮ ХЛОРОФИЛЛА

1. Фитопланктон из известного объема воды концентрируют на фильтре
2. Экстрагируют хлорофилл
3. Определяют концентрацию хлорофилла
4. На основании величин ассимиляционных чисел и концентрации хлорофилла рассчитывают первичную продукцию

#### Методы определения растительных пигментов

Контактные

Дистанционные (аэрокосмические)



Состав хлорофиллов разных таксономических групп водорослей и высших растений											
Пигмент	С-з	Зел.	Дин.	Диат.	Крип.	Бур.	Крас.	Хар.	Эвгл.	Зол.	Высш.
Chl.-a	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Chl.-b	–	+	–	–	–	–	–	+	+	–	+
Chl.-c	–	–	+	+	+	+	–	–	–	+	–
Chl.-d	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–

#### ОПРЕДЕЛЕНИЕ КОНЦЕНТРАЦИИ ХЛОРОФИЛЛА В ПЛАНКТОНЕ

Наиболее общим показателем фотосинтетических возможностей фитопланктона служит содержание **хлорофилла-а**

В настоящее время в гидробиологии в качестве стандартного метода определения концентрации хлорофилла-а в планктоне принят спектрофотометрический метод с экстракцией пигментов 90% ацетоне. В основе метода лежат уникальные оптические свойства хлорофилла-а - узкий максимум поглощения света в красной области спектра (663-665 нм), где вклад прочих пигментов незначителен



**Уравнение для расчета количества хлорофилла-а, принятое рабочей группой ЮНЕСКО:**

$$C_{\text{хл.}} = (11,64 E_{663} - 2,16 E_{645} + 0,1 E_{630}) * v/VL$$

$C_{\text{хл.}}$  - концентрация хлорофилла-а, мкг/л (мг/м<sup>3</sup>)

$E_{663}$ ,  $E_{645}$ ,  $E_{630}$  – оптическая плотность экстракта при длинах волн 663, 645 и 630 нм соответственно за вычетом поглощения на 750 нм

$v$  – объем экстракта, мл

$V$  – объем пробы, л

$L$  - длина светового пути в экстракте (толщина кюветы), см

**Содержание хлорофилла в воде в зависимости от трофического статуса озер и водохранилищ**

Трофический статус	Содержание хлорофилла «а», мг/м <sup>3</sup>
Олиготрофные	<1
Мезотрофные	1 - 10
Эвтрофные	10 - 100
Высокоэвтрофные	>100

### **ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ПО ФЛУОРЕСЦЕНЦИИ**

#### **Теоретическая основа метода:**

Между интенсивностью фотосинтеза и флуоресценции существует обратная связь – чем большая доля энергии падающего света связывается в процессе фотосинтеза, тем меньшая доля энергии падающего света рассеивается в виде энергии флуоресценции

Алгоритм определения первичной продукции по флуоресценции с помощью флуориметра

1. Возбуждают флуоресценцию облучением образца пучком света в коротковолновой области спектра (синий, ультрафиолетовый)
2. Измеряют энергию флуоресценции
3. Добавляют ксенобиотик, блокирующий фотосинтез
4. Измеряют флуоресценцию
5. По разнице энергии флуоресценции в присутствии ксенобиотика и без ксенобиотика рассчитывают энергию, связанную в процессе фотосинтеза
6. Рассчитывают первичную продукцию, используя калибровочные кривые, построенные по определениям первичной продукции стандартным методом

### **Дистанционные методы определения первичной продукции**

Получение информации о сообществе, экосистеме или биосфере в целом бесконтактными методами с помощью различных датчиков, установленных на спутниках, самолетах, баях, вышках и др.

### **Дистанционные методы определения первичной продукции**

**Достоинство метода:** возможность масштабных исследований очень больших или труднодоступных экосистем

**Недостаток:** относительность получаемых величин, которые необходимо калибровать по результатам контактных наблюдений